

## Etude des téguments séminaux (observés au M.E.B.) de quelques *Hypericum* (*Guttiferae*) méditerranéens. II.

C. REYNAUD

**Résumé :** Les téguments séminaux de 9 taxa d'*Hypericum* arbustifs méditerranéens, appartenant aux sections *Psorophytum*, *Ascyreia*, *Androsaemum*, *Inodora* et *Webbia*, ont été observés au M.E.B. Des sections et même des espèces peuvent être déterminées grâce aux caractères de leurs graines (forme générale, sculpture et structure). La section *Androsaemum* est bien individualisée (présence d'une aile, exotesta à grandes cellules ovales). L'exotesta des semences de la section *Webbia* (*H. canariense*) présente des particularités uniques au sein des Millepertuis méditerranéens. Les sections *Psorophytum* et *Inodora* ainsi que *H. calycinum* (section *Ascyreia*) paraissent plus homogènes. L'endotesta de tous ces taxa, observée pour la première fois au M.E.B., s'avère en général mince et de type « réticulé-scalariforme ». Des grains d'aleurone ont été notés dans la partie interne des téguments. Grâce à l'observation de ces taxa primitifs, une esquisse des différentes tendances évolutives des graines de ce genre est établie.

**Summary :** The seed-coat of nine taxa of mediterranean shrubby *Hypericum*, belonging to the sections *Psorophytum*, *Ascyreia*, *Androsaemum*, *Inodora* and *Webbia*, were investigated with S.E.M. Sections and even species could be identified by their seed characters (seed-shape, sculpture and structure). Section *Androsaemum* is well distinguished (winged seeds, large oval exotesta cells). Seed exotesta of the section *Webbia* (*H. canariense*) seems to have unique characteristics in mediterranean *Hypericum*. Sections *Psorophytum* and *Inodora*, as well as *H. calycinum* (section *Ascyreia*), show a relative uniformity. The endotesta of all these taxa, observed for the first time with S.E.M., is generally thin and "reticulate-scalariform". An aleurone layer has been localized in the inner integument. Observation of these primitive taxa has allowed the establishment of an outline of the evolutive trends for the seeds of this genus.

Claude Reynaud, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, Centre Saint-Charles, 3, Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.

### INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude biosystématique des Millepertuis méditerranéens, nous avons entrepris un examen détaillé des téguments séminaux en microscopie électronique à balayage (M.E.B.) afin d'essayer de distinguer les différents taxa et de mieux comprendre leur phylogénie. En effet, l'intérêt taxonomique des caractéristiques des graines observées à l'aide de cette technique a déjà été signalé dans maints groupes (LECOMPTE-BARBET, 1981; ÇELEBIOĞLU et al., 1983; GUIGNARD, 1986; ALLORGE, 1985; SHETLER & MORIN, 1986, parmi les plus récents) et chez les *Hypericum* en particulier (ROBSON, 1981; REYNAUD, 1985). Chez ces derniers, l'utilisation du M.E.B. revêt une grande valeur notamment à cause de la petite taille des semences (de l'ordre du mm) et de leur complexité tant sculpturale que structurale.

Dans ce genre, la forme générale des graines (cylindrique, ovoïde-cylindrique, elliptique, cunéiforme), la présence ou l'absence d'appendices (carène, aile, caroncule) et surtout la grande variabilité des cellules de l'exotesta, nous ont permis de distinguer des groupes de sections, des sections et même des espèces. De plus, l'examen des diaspores sectionnées constitue une source très intéressante de renseignements sur la structure interne des téguments : endotesta, tegmen, couche à aleurone.

Dans un article de synthèse, ROBSON (1981) a donné un aperçu global des divers modèles sculpturaux d'exotesta observés au M.E.B. et a ainsi décrit, à partir d'un modèle primitif « linear-reticulate », 6 autres types morphologiques : « reticulate, foveolate, scalariform-reticulate, ribbed-scalariform, rugulose, papillose ». Dans nos investigations, nous avons tout d'abord essayé de replacer les graines d'*Hypericum* méditerranéens dans cette classification générale. Cependant, l'examen détaillé de nombreux échantillons nous a conduite à simplifier quelque peu cette dernière en adoptant la terminologie palynologique plus stricte.

Dans une première partie, portant sur 31 espèces (REYNAUD, 1985), nous avons analysé les 3 types bien particuliers : côtelé (« ribbed-scalariform »), ruguleux et papilleux qui caractérisent les sections *Bupleuroides*, *Hirtella*, *Taeniocarpum*, *Coridium*, *Adenotrias* et *Elodes* (constituées en majorité de taxons herbacés, assez évolués). Les 58 autres espèces de Millepertuis méditerranéens en notre possession, primitivement rattachées aux types « réticulé, fovéolé, réticulé-scalariforme », peuvent être selon nous regroupées sous le terme « réticulé » *s.l.* Toutefois en fonction de divers critères, nous avons subdivisé ce vaste ensemble en deux. Le présent article, qui constitue la seconde partie de ce travail, concerne les sections *Psorophytum*, *Ascyreia*, *Androsaemum*, *Inodora* et *Webbia* formées d'espèces arbustives, considérées comme primitives à bien des égards (morphologie, caryologie...). Une troisième partie, en préparation, sera consacrée aux espèces en majorité herbacées, plus évoluées.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les graines étudiées proviennent d'une collection que nous avons constituée à partir de plantes récoltées dans la nature (par nous-même ou par d'autres collègues) ou bien cultivées, ou prélevées sur des échantillons de l'Herbier de Marseille (cf. Tableau 1). Pour chaque taxon, les graines entières ou sectionnées ont été observées et photographiées au M.E.B. Jeol JSM 35. La technique utilisée est identique à celle exposée précédemment (REYNAUD, 1985). Les espèces sont classées suivant l'ordre systématique de ROBSON (1977).

## STRUCTURE ET SCULPTURE DES TÉGUMENTS

### EXOTESTA

BRISSE & PETERSON (1976) ont soulevé le délicat problème de la terminologie dans la description des ornements séminal, des appellations différentes servant souvent à décrire la même sculpture. Pour éviter cet écueil, nous avons adopté les définitions sans ambiguïté de la palynologie notamment pour les termes de réticulé et fovéolé (IVERSEN & TROELS-SMITH, 1950) :

TABLEAU 1

TAXON	ORIGINE DES GRAINES
— Sect. <i>Psorophytum</i> Nyman <i>H. balearicum</i> L.	Espagne : Baléares, Majorque, Col de Puig Mayor, <i>Cardona 79701</i>
— Sect. <i>Ascyreia</i> Choisy <i>H. calycinum</i> L.	France : Bretagne, Tregastel, <i>Reynaud 8202</i>
— Sect. <i>Androsaemum</i> Godron <i>H. androsaemum</i> L. <i>H. foliosum</i> Ait. <i>H. grandifolium</i> Choisy	France : Aveyron, St Crépin, (MARS) Cult. J. B. Bâle Espagne : Canaries, Ténérife, Montée de Las Mercedes, <i>Verlaque 80210</i>
<i>H. hircinum</i> L. <i>H. x inodorum</i> Miller	Grèce : Crète, Gorges de Samaria, <i>Reynaud 80479</i> Cult. J. B. Copenhague
— Sect. <i>Inodora</i> Stef. <i>H. xylosteifolium</i> Robs.	Cult. J. B. Bruxelles 75159
— Sect. <i>Webbia</i> Keller <i>H. canariense</i> L.	Espagne : Gran Canaria, Las Palmas, <i>Verlaque 80258</i>

— réticulé : « ordonné en réseau » : diamètre de la lumière  $\geq$  largeur du mur ;

— fovéolé : « percé de trous » : diamètre de la fovéole  $<$  distance la plus courte la séparant de la fovéole voisine.

Ces deux définitions polliniques très strictes ne tiennent pas compte de la forme de la lumière. De ce fait, à l'exception des types côtelé, ruguleux et papilleux (bien caractéristiques), dans le reste du genre *Hypericum* il n'existerait que des graines à exotesta « réticulée » *s.l.*, avec des murs assez fins, plus ou moins réguliers, délimitant des mailles à contours variables selon l'espèce et parfois sur la même graine (rondes, ovales, subrectangulaires, etc...). Ainsi, suivant la terminologie palynologique, le type « foveolate » décrit par ROBSON (1981) semblerait correspondre à un réticule à lumière plus ou moins arrondie, et le type « scalariform-reticulate » à un réticule à lumière subrectangulaire allongée transversalement. Rappelons que dans les graines de type « réticulé » *s.l.*, chaque maille du réseau correspond à une cellule, le mur supérieur des cellules de l'exotesta s'étant affaissé lors du dessèchement de la graine (CORNER, 1976; WHIFFIN & TOMB, 1972), « la présence de murs latéraux épaissis ne pouvant empêcher cette déformation » (BRISSON & PETERSON, 1976).

Les variations que nous avons observées dans les cellules de l'exotesta de type réticulé chez les espèces arbustives portent sur :

— la forme générale : cellules isodiamétriques ou bien allongées suivant le grand axe de la graine (subcirculaires, ovales, subrectangulaires...);

— l'aspect des murs supérieurs et inférieurs : transparents ou non ;

— l'épaisseur et la hauteur des murs latéraux.

## ENDOTESTA

Peu de travaux lui ont été consacré. Les plus anciens où l'endotesta est citée (BRANDZA, 1891; GUIGNARD, 1893; OHLENDORF, 1907; SCHNARF, 1914; VAN WISSELINGH, 1920; CRÉTÉ, 1936) ne concernent qu'un nombre restreint d'espèces, toutes à graines réticulées. L'article de SCHNARF se distingue des autres par une observation et une illustration plus élaborées. Ainsi pour cet auteur, cette assise serait constituée de cellules allongées transversalement et pourvues de murs latéraux légèrement épaissis (recherches effectuées sur des coupes transversales et tangentielles de semences d'*H. maculatum*). Plus récemment, RAO (1957) décrit d'une façon identique l'endotesta des graines d'*H. patulum* (type réticulé). Cependant, CORNER (1976) ne semble pas avoir retrouvé cette couche sur les quelques espèces, également réticulées, examinées dans son ouvrage de synthèse.

Il est vrai que l'endotesta des *Hypericum* s'avère souvent peu visible — parce que très mince — dans les types côtelé, ruguleux et papilleux (REYNAUD, 1985) ainsi que chez les plus primitifs des taxa à graines réticulées. Malgré ces difficultés, nous confirmons la présence de cette assise que nous avons pu examiner au microscope photonique, sur les coupes tangentielles de téguments, et plus précisément au M.E.B. :

- de face, lorsque les cellules de l'exotesta sont transparentes (Fig. 2, 2, 4) ou bien sur des graines pelées (Fig. 3, 6);
- de profil, dans les graines sectionnées (Fig. 3, 5).

Nos observations corroborent celles de SCHNARF (1914) et de RAO (1957) : cellules subhexagonales, plus ou moins allongées transversalement (couche analogue au type d'exotesta réticulée-scalariforme de ROBSON), murs inférieurs et latéraux épaissis (non le supérieur). Ce plan d'organisation semble général — exception faite pour *H. foliosum* (section *Androsaemum*) pourvu d'une endotesta formée de cellules isodiamétriques (Fig. 2, 2).

## TEGMEN

CORNER (1976) qualifie les graines d'*Hypericum* d'exotegmiques, car leur assise mécanique correspond à l'exotegmen. Il souligne que ce dernier semble identique dans l'ensemble des *Hypericoideae* ainsi que chez les *Clusiaceae*, les *Geraniaceae* et les *Elatinaceae* : cellules à parois épaissies, perforées (Fig. 1, 1), munies de facettes étoilées-ondulées caractéristiques (REYNAUD, 1985).

## COUCHE À ALEURONE

L'examen des graines sectionnées nous a permis d'observer chez *H. xylosteifolium*, dans la partie la plus interne des téguments sous l'exotegmen, une assise constituée de corpuscules analogues à des grains d'aleurone (Fig. 3, 6). Cette couche rappelle les structures signalées par BERFELD & SCHOPPER (1986) chez *Sinapis alba*, où les grains d'aleurone se constitueraient dans les téguments internes au contact de l'embryon. Par ailleurs, ces grains d'aleurone nous ont semblé entourés d'une membrane, comme l'a souligné HOFSTEN (1974) dans le genre *Brassica*.

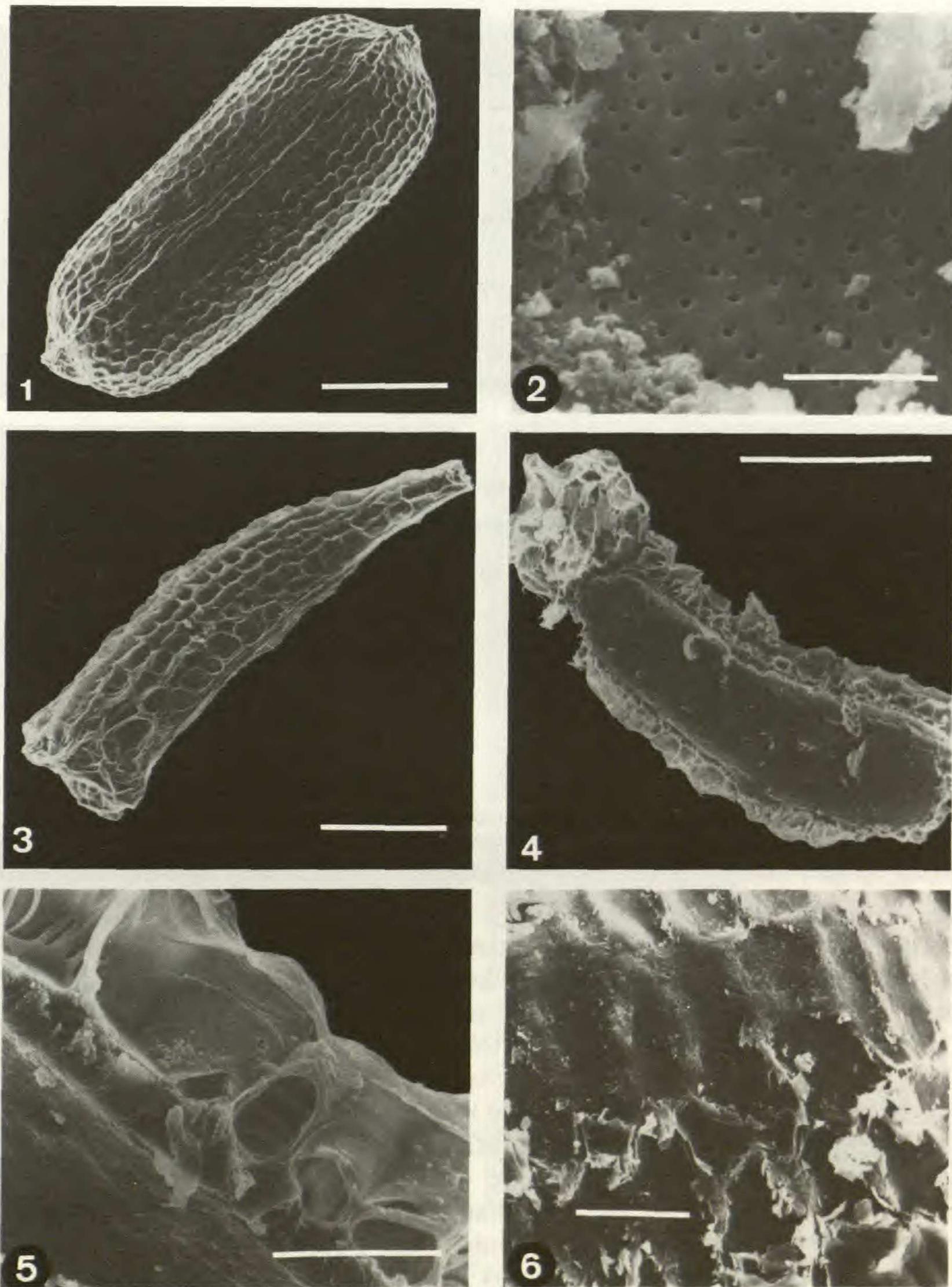


Fig. 1. — *Hypericum calycinum* : 1, vue générale de la graine; 2, perforations du tegmen. — *H. canariense* : 3, vue générale de la graine; 4, 5, sections; 6, endotesta. (Trait : 1, 3, 4 = 500  $\mu$ m; 5, 6 = 50  $\mu$ m).

## RÉSULTATS

Les principaux résultats de nos observations sont réunis dans le tableau 2 et la clé ci-après. L'analyse des caractères séminaux des *Hypericum* méditerranéens étudiés nous a conduite à opérer certains regroupements et à formuler une série de comparaisons. Ainsi, la forme et la sculpture des graines permettent de distinguer trois ensembles qui correspondent à des unités taxonomiques naturelles :

— section *Androsaemum* : graines ovoïdes à fusiformes ailées, exotesta à grandes cellules ovales ;

— section *Webbia* : graines cunéiformes, exotesta à cellules variables (rondes à rectangulaires) déprimées ;

— sections *Psorophytum*, *Inodora* et *Ascyreia* : graines cylindriques, exotesta de type réticulé *s.s* (c'est-à-dire à petites cellules régulières peu allongées : arrondies à polygonales).

### CLÉ PROVISOIRE : Graines réticulées *s.l.* (*pro parte*)

Graines ailées, ovoïdes à fusiformes .....	Sect. <b>Androsaemum</b>
Graines sans appendices terminaux ....	<i>H. grandifolium</i> , <i>H. androsaemum</i> ( <i>H. x inodorum p.p.</i> )
Graines à appendices terminaux :	
Endotesta réticulée-scalariforme .....	<i>H. hircinum</i>
Endotesta à cellules isodiamétriques .....	<i>H. foliosum</i>
Graines, sans appendices <i>s.l.</i> :	
Graines cunéiformes .....	Sect. <b>Webbia</b> : <i>H. canariense</i>
Graines cylindriques :	
Endotesta mince et peu visible :	
Exotesta verruqueuse (cellules subrectangulaires) .....	Sect. <b>Psorophytum</b> : <i>H. balearicum</i>
Exotesta non verruqueuse (cellules plus ou moins isodiamétriques) .....	Sect. <b>Ascyreia</b> ( <i>H. calycinum</i> )
Endotesta épaisse, exotesta à cellules subcirculaires .....	Sect. <b>Inodora</b> : <i>H. xylosteifolium</i>

La section homogène *Androsaemum* (5 espèces) s'individualise nettement par ses graines ovoïdes à fusiformes, ailées d'un seul côté — avec ou sans appendices terminaux. Les cellules de l'exotesta sont grandes et ovales, plus ou moins étirées longitudinalement, avec des murs latéraux membraneux surélevés ; l'endotesta très mince (2 à 4  $\mu\text{m}$  sur les coupes) se voit par transparence (Fig. 2, 2, 4, 6). Les graines sans appendices terminaux d'*H. grandifolium* (Fig. 2, 3, 4), *H. androsaemum* et *H. inodorum* (hybride intermédiaire entre les 2 espèces parentales : *H. hircinum* et *H. androsaemum*) se distinguent difficilement les unes des autres. Toutefois, selon ROBSON (1985), ce dernier taxon présente parfois des appendices que nous n'avons malheureusement pas pu observer sur nos échantillons. Par contre, les deux autres espèces de cette section, *H. hircinum* et *H. foliosum*, toutes deux pourvues d'appendices terminaux, se différencient par la hauteur des murs latéraux des cellules de l'exotesta (plus élevés chez *H. hircinum* : Fig. 2, 6) ainsi que par l'endotesta à cellules isodiamétriques chez *H. foliosum* (Fig. 2, 2) et de type réticulé-scalariforme chez *H. hircinum* (Fig. 2, 6).

La section monotypique *Webbia* (*H. canariense*), par ses diaspores aux caractéristiques uniques, se démarque de tous les *Hypericum* méditerranéens. Elle présente :

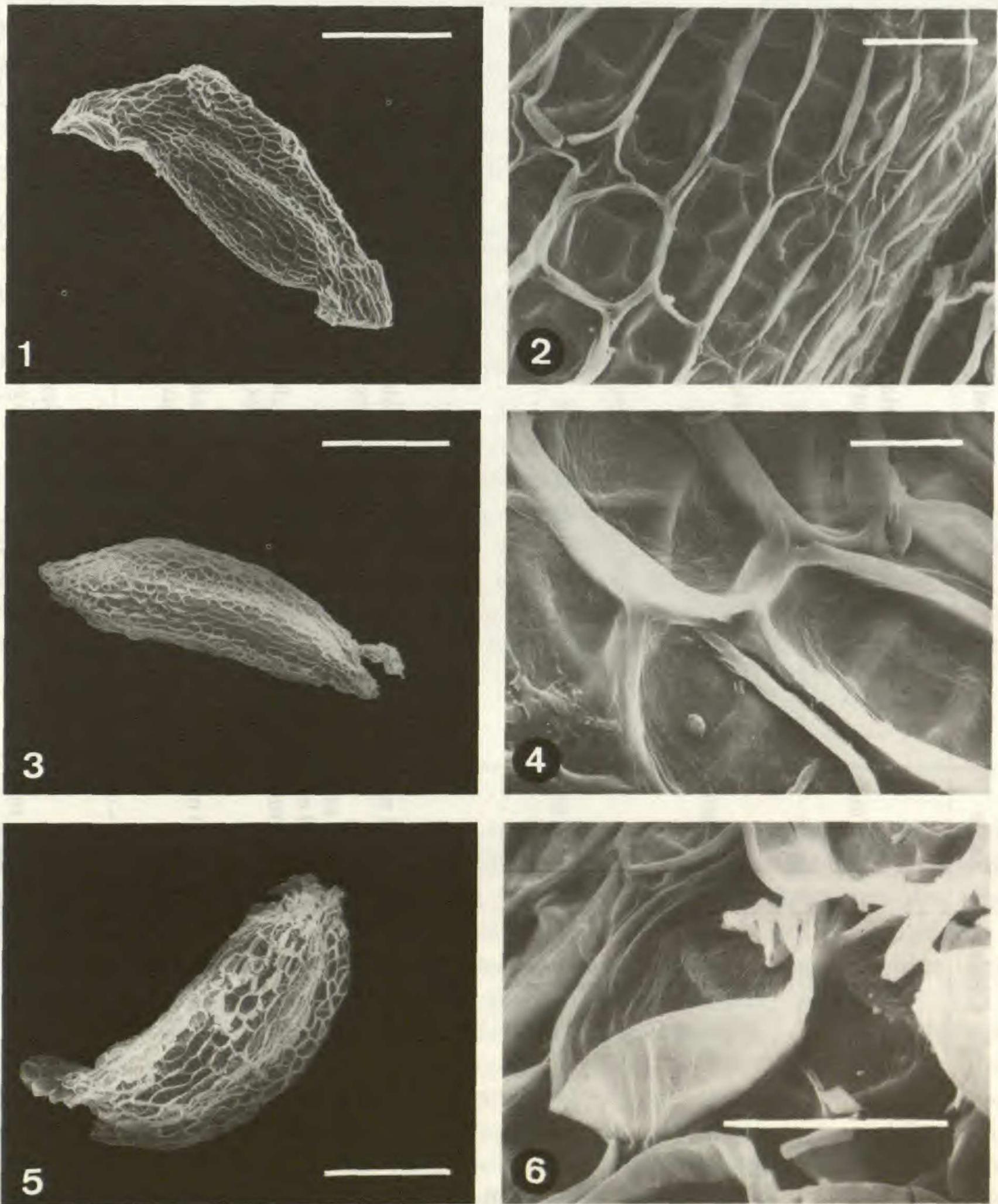


Fig. 2. — Section *Androsaemum*. — *H. foliosum* : 1, vue générale de la graine ; 2, exo et endotesta. — *H. grandifolium* : 3, vue générale de la graine ; 4, exo et endotesta. — *H. hircinum* : 5, vue générale de la graine ; 6, exo et endotesta. (Trait : 1, 3, 5 = 500  $\mu$ m ; 2, 4, 6 = 50  $\mu$ m).

TABLEAU 2

Taxa	Forme Générale	Taille	Appendice	Exotesta	Endotesta	Caryologie
Sect. <b>Psorophytum</b> Nyman <i>H. balearicum</i> L.	cylindrique	1 à 1,7 mm	—	cel. subrectangulaires aspect verruqueux m.l. bas	peu visible	X = 12 2n = 24
Sect. <b>Ascyreia</b> Choisy <i>H. calycinum</i> L.	»	1 à 2 mm	—	cel. ± isodiamétriques m.l. bas	»	X = 12 → 9 2n = 20
Sect. <b>Inodora</b> Stefanov <i>H. xylosteifolium</i> N. Robson	»	0,9 à 1 mm	—	cel. subcirculaires m.l. assez élevés	réticulée-scalariforme	X = 10 2n = 40
Sect. <b>Androsaemum</b> Godron <i>H. grandifolium</i> Choisy <i>H. androsaemum</i> L. <i>H. x inodorum</i> Miller <i>H. hircinum</i> L. <i>H. foliosum</i> Ait.	ovoïde à fusiforme » » » »	0,8 à 1,1 mm 0,8 à 1 mm 1,1 à 1,4 mm 1 à 2 mm 1,2 à 1,5 mm	aile unilatérale » » aile unilatérale + appendices terminaux »	grandes cel. ovales m.l. membraneux élevés » » grandes cel. ovales m.l. membraneux très élevés grandes cel. ovales m.l. membraneux élevés	réticulée-scalariforme » » » cel. isodiamétriques	X = 10 2n = 40 » » » ?
Sect. <b>Webbia</b> Keller <i>H. canariense</i> L.	cunéiforme	1,1 à 2 mm	—	cel. très déprimées, variables : rondes à rectangulaires m.l. à arceaux épais	réticulée-scalariforme	X = 10 2n = 40

Légende : cel. : cellules; m.l. : murs latéraux.

- des graines cunéiformes et non cylindriques ou ovoïdes (Fig. 1, 3);
- une exotesta formée de files longitudinales de cellules variables (rondes à rectangulaires), profondément déprimées, à parois latérales renforcées par une série d'épaississements en arceaux (Fig. 1, 4, 5) analogues à ceux observés dans les graines du genre *Digitalis* (GUIGNARD, 1986). Le plan d'organisation très singulier des graines d'*H. canariense* confirme donc bien la qualification de « groupe relique » donnée par ROBSON (1981) à ce taxon marginal. Par contre, l'endotesta mince (3 à 6  $\mu\text{m}$  d'épaisseur), visible sur les graines pelées, est réticulée-scalariforme comme celles de la plupart des autres groupes (Fig. 1, 6).

Les deux sections monotypiques *Psorophytum* (*H. balearicum*) et *Inodora* (*H. xylosteifolium*) à graines cylindriques sans appendices et exotesta réticulée *s.s.* peuvent être regroupées. On peut leur rattacher *H. calycinum*, unique représentant méditerranéen de la section *Ascyreia* (environ 42 espèces essentiellement asiatiques). Des différences apparaissent toutefois entre ces trois taxa au niveau des cellules de l'endotesta :

- plus ou moins isodiamétriques chez *H. calycinum* (Fig. 1, 1);
- subrectangulaires à murs supérieurs verruqueux pour *H. balearicum* (Fig. 3, 1, 2);
- à contours circulaires pour *H. xylosteifolium* (Fig. 3, 3, 4).

De plus, chez ces deux dernières espèces, les cellules de cette couche possèdent des murs latéraux bas, tandis que ceux de la troisième sont fins et surélevés. Enfin, l'endotesta de *H. calycinum* et *H. balearicum*, mince (4 à 6  $\mu\text{m}$  de hauteur) et peu visible, contraste avec celle de *H. xylosteifolium* (Fig. 3, 5) : bien distincte car beaucoup plus épaisse (13  $\mu\text{m}$  environ).

## DISCUSSION ET CONCLUSION

La présente analyse des graines de type « réticulé » *s.l.* des *Hypericum* méditerranéens arbustifs confirme l'intérêt taxonomique de l'étude des téguments au M.E.B. Comme le montrent nos observations et la clé établie, l'ensemble des caractéristiques des semences conduit à la distinction d'entités naturelles se superposant aux unités taxonomiques de la classification générale, et dans le cas de certaines unités assez importantes, comme la section *Androsaemum*, à la séparation d'espèces ou groupes d'espèces.

L'intérêt phylogénétique de ce type d'étude s'avère également des plus importants pour la compréhension de ce genre *Hypericum* si complexe, comptant quelque 30 sections. En effet, pour ROBSON (1985), à partir de certains taxa primitifs de la section « souche » *Campylosporus* à graines « linear-reticulate » (10 espèces : Afrique tropicale et subtropicale, sud-ouest Arabie) auraient tout d'abord pris naissance la section affine *Psorophytum* (Iles Baléares), puis la section *Ascyreia* (Asie et région Pontique), et juste après la section *Webbia* (Macaronésie). De la section *Ascyreia* dériveraient 16 unités de plus en plus évoluées, les premières individualisées dans ce grand groupe étant les sections : *Androsaemum* (Macaronésie, Ouest Europe, Méditerranée, Sud-Ouest Asie) et *Inodora* (Turquie, Géorgie).

Tous ces taxa présentent des caractères morphologiques primitifs : port arbustif, 5 faisceaux d'étamines dans les sections *Campylosporus*, *Psorophytum*, *Ascyreia*, *Androsaemum* et *Inodora* (3-4 dans la section *Webbia*), 5 styles dans les sections *Campylosporus* et *Ascyreia* (3

dans les sections *Androsaemum*, *Inodora*, *Webbia*), ovules nombreux et graines ailées ou carénées dans les sections *Campylosporus*, *Androsaemum* et *Ascyreia* (chez la plupart des espèces mais non chez *H. calycinum*). De plus, ils présentent souvent une distribution géographique de type relictuel : endémiques à aire restreinte (à l'exception de quelques espèces de la section *Androsaemum*). Les espèces étudiées ici correspondent donc à des taxa ancestraux (sections en majorité monotypiques), ou très proches de la souche originelle, tous différenciés assez tôt sur l'arbre phylétique du genre (reconstitué par ROBSON) et souvent de façon indépendante.

Du point de vue chromosomique, ces espèces arbustives possèdent les nombres de base les plus élevés du genre. Rappelons qu'il existe chez les *Hypericum* plusieurs nombres chromosomiques de base qui évoluent selon une série continue de dysploïdie descendante de  $X = 12$  à  $X = 7$  et  $6(?)$  (ROBSON, 1981). Des diminutions analogues de nombres de base se retrouvent dans les étapes évolutives d'une quantité de familles, par exemple chez la plupart des Composées (comme dans le genre *Crepis*  $X = 7 \rightarrow 3$  : BABCOCK, 1947), et les Dipsacacées ( $X = 10 \rightarrow 5$  : VERLAQUE, 1983). Chez les *Hypericum*, les nombres  $X = 12, 11, 10$  caractérisent surtout les espèces arbustives les plus primitives, tandis que  $X = 9, 8, 7$  se retrouvent presque toujours chez les espèces herbacées à caractères morphologiques dérivés (REYNAUD, 1986). Ces dernières correspondent à la plupart des taxa examinés dans notre premier article (graines de type côtelé, ruguleux et papilleux) et à la quasi-totalité de ceux qui seront analysés dans notre future publication (graines de type réticulé *s.s.*). Ces taxa ancestraux s'avèrent en majorité tétraploïdes (sections *Androsaemum*, *Inodora* et *Webbia* à  $2n = 4 X = 40$ ) et peuvent être considérés comme des paléopolyploïdes — taxa chez lesquels aucun ancêtre diploïde n'est connu — selon la classification de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961). La stabilité caryologique de ces paléopolyploïdes et de ces diploïdes anciens (*H. balearicum*  $2n = 2X = 24$ , *H. calycinum*  $2n = 2X = 20$ ) à nombre chromosomique de base élevé contraste avec la diversité de certaines de leurs caractéristiques séminales.

En effet, contre toute attente, il s'avère bien difficile de définir à première vue le degré évolutif des unités examinées, à partir du seul aspect extérieur des graines : forme et sculpture. Chez les *Hypericum*, tant au sein des taxa primitifs que dans le vaste ensemble des groupes plus avancés, on observe une apparente hétérogénéité provenant selon nous d'un certain asynchronisme dans l'évolution des caractéristiques séminales. Par exemple, les graines ailées ou carénées — considérées comme ancestrales par CORNER (1976) — se retrouvent dans des sections qui présentent des niveaux évolutifs différents et qui ne se succèdent pas directement : sections *Campylosporus*, *Ascyreia pro parte* et *Androsaemum*.

Toutefois, nous pouvons esquisser brièvement les principales tendances du genre. Les espèces primitives possèdent des petites graines de formes diverses (cylindriques, ovoïdes à fusiformes, cunéiformes) en général très étroites, alors que celles des groupes évolués sont en général cylindriques, presque toujours plus épaisses et plus longues. Par ailleurs, l'exotesta des taxa arbustifs s'avère le plus souvent de type réticulé *s.l.* à mailles variables, tandis que celle des sections plus avancées s'organise suivant 2 voies évolutives divergentes : avec une sculpture très élaborée et bien particulière (côtelée, ruguleuse, papilleuse : Partie I), ou réticulée *s.s.* à mailles régulières (Partie III), préfigurée par les sections *Inodora* et *Ascyreia*. Selon nous, la

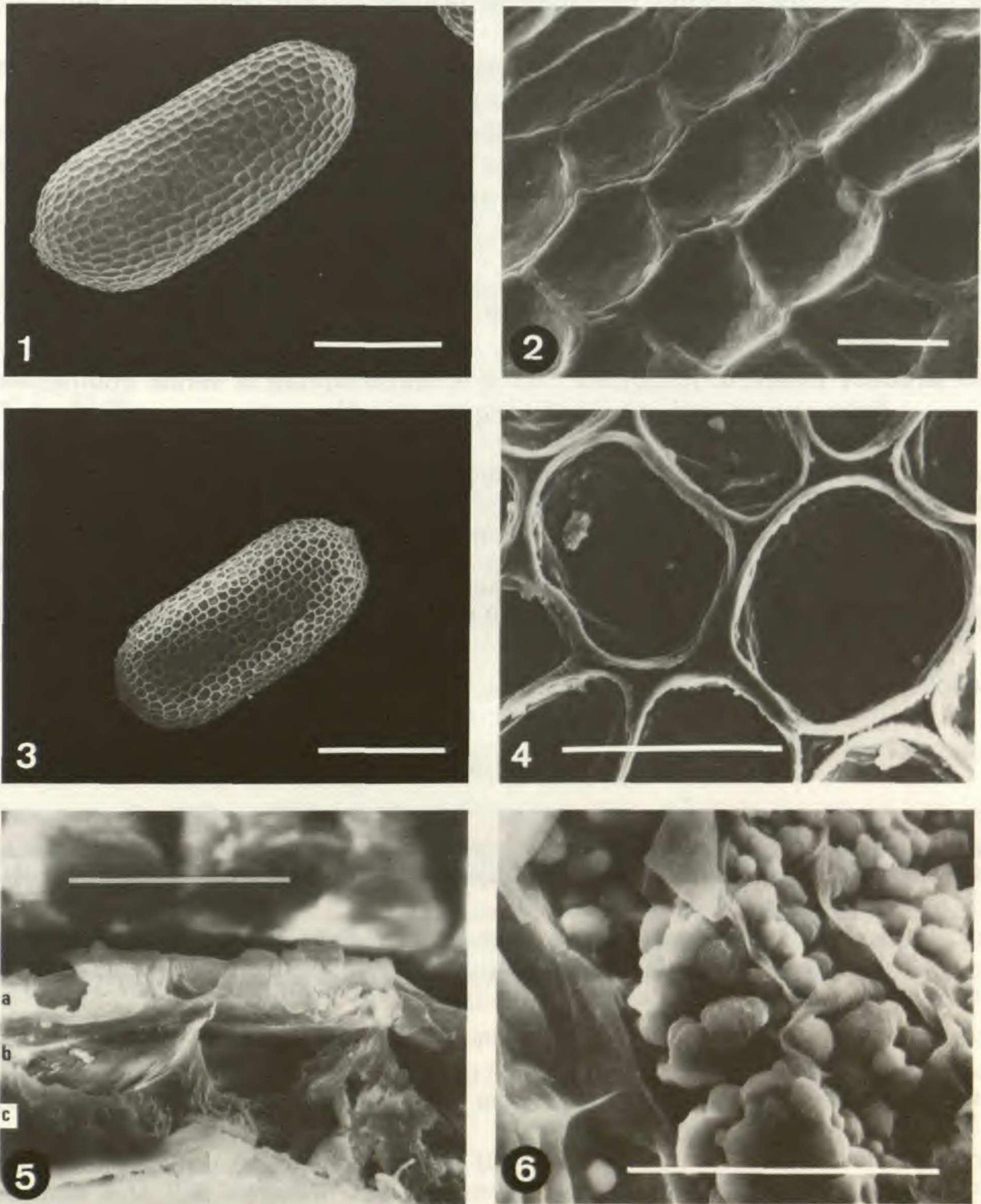


Fig. 3. — *H. balearicum* : 1, graine; 2, exotesta. — *H. xylosteifolium* : 3, vue générale de la graine; 4, exotesta; 5, section : a = exotesta, b = endotesta, c = tegmen; 6, grains d'aleurone. (Trait : 1, 3 = 500  $\mu$ m; 2, 4, 5, 6 = 50  $\mu$ m).

véritable unité des groupes primitifs réside dans un caractère ignoré jusqu'alors — « la structure très simple des téguments » : notamment, l'endotesta peu visible et très mince (2 à 6  $\mu\text{m}$  de haut, sauf dans la section monotypique *Inodora* où cette couche de 13  $\mu\text{m}$  annonce la tendance future vers l'épaississement).

Toute interprétation phylogénétique des caractères séminaux des *Hypericum* doit prendre en compte les trois composantes essentielles : structure, sculpture et forme. En fait, on assiste dans ce genre à une évolution portant préférentiellement sur certains éléments, avec un accroissement de la complexité structurale ou sculpturale qui peut se résumer ainsi :

Groupes primitifs (arbustifs) : structure simple, sculpture et forme variables peu différenciées.

Groupes dérivés (herbacés) :

sculpture évoluée/structure (endotesta : 3 à 8,5  $\mu\text{m}$ ) et forme plus ou moins inchangées ;

structure complexe (endotesta : 15 à 45  $\mu\text{m}$ )/sculpture et forme homogènes stabilisées sur un seul type (cylindrique, réticulée *s.s.*)

Le prochain article permettra de confirmer cette ébauche évolutive.

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement toutes les personnes qui nous ont permis de réaliser ce travail : M<sup>me</sup> R. VERLAQUE pour les plantes des îles Canaries et pour les conseils prodigués lors de la rédaction de ce manuscrit, M<sup>me</sup> A. CARDONA pour les spécimens des îles Baléares, ainsi que MM. R. NOTONIER (assistance technique au M.E.B.) et J. J. ROCCABIANCA (tirages photographiques).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE, L., 1985. — Contribution à l'étude des graines des *Apocynaceae* — *Tabernaemontanoideae* : Origine de l'arille et ornementation du tégument séminal. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 7, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 433-451.
- BABCOCK, E. B., 1947. — The genus *Crepis* : I et II. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 21-22 : 1030 p.
- BERGFELD, R. & SCHOPFER, P., 1986. — Differentiation of a Functional Aleurone Layer within the Seed Coat of *Sinapis alba* L. *Ann. Bot.* 57 : 25-33.
- BRANDZA, M., 1891. — Développement des téguments de la graine. *Rev. Gén. Bot.* 3 : 105.
- BRISSON, J. D. & PETERSON, R. L., 1976. — A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat. Scanning Electron Microscopy VII, Part VII. *Proceed. Workshop Pl. Sci. Applic. of S.E.M.*, Chicago : 477-495.
- ÇELEBIOĞLU, T., FAVARGER, C. & HUYNH, K. L., 1983. — Contribution à la micromorphologie de la testa des graines du genre *Minuartia* (*Caryophyllaceae*). I. Sect. *Minuartia*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 5, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 415-434.
- CORNER, E. J. H., 1976. — *The Seeds of Dicotyledons*, 2 volumes. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- CRÉTÉ, P., 1936. — Transformation de l'ovule en graine chez *Androsaemum officinale* All. *Bull. Soc. Bot. France* 83 : 654-657.
- FAVARGER, C. & CONTANDRIOPOULOS, J., 1961. — Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71 : 384-408.

- GUIGNARD, G., 1986. — Les graines du genre *Digitalis* (*Scrophulariaceae*). *Canad. J. Bot.* 64 : 1389-1396.
- GUIGNARD, L., 1893. — Recherches sur le développement de la graine. *Rev. Gén. Bot.* 7 : 65-66.
- HOFSTEN, A., 1974. — The Ultrastructure of seeds of some *Brassica* species. New Sources of Seed Protein. *Svensk Bot. Tidskr.* 68 : 153-163.
- IVERSEN, J. & TROELS-SMITH, J., 1950. — Pollenmorfologiske Definitioner og Typer. *Dan. Geol. Unders.* 4 rk. 3, 8.
- LECOMPTE-BARBET, O., 1981. — Etude de l'ornementation du tégument externe des graines d'*Ononis* L. au microscope électronique à balayage. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 3, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 19-36.
- OHLENDORF, O., 1907. — *Beiträge zur Anatomie und Biologie der Fruchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen*. Inaug. Diss. Univ. Erlangen.
- RAO, A. N., 1957. — The embryology of *Hypericum patulum* Thunb. and *H. mysorense* Heyne. *Phytomorphology* 7 : 36-45.
- REYNAUD, C., 1985. — Etude des téguments des graines de quelques *Hypericum* (*Guttiferae*) méditerranéens observés au M.E.B. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., 7, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 85-96.
- REYNAUD, C., 1986. — Etude cytotaxonomique des Millepertuis du Bassin méditerranéen et des Iles Canaries. *Bull. Soc. Bot. France, Lettres bot.*, 133 : 167-177.
- ROBSON, N. K. B., 1977. — Studies in the genus *Hypericum* L. (*Guttiferae*). 1. Infrageneric classification. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 5 : 291-355.
- ROBSON, N. K. B., 1981. — Studies in the genus *Hypericum* L. (*Guttiferae*). 2. Characters of the genus. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 8 : 55-226.
- ROBSON, N. K. B., 1985. — Studies in the genus *Hypericum* L. (*Guttiferae*). 3. Sections 1. *Campylosporus* to 6a. *Umbraculoides*. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 12 : 163-225.
- SCHNARF, K., 1914. — Beiträge zur Kenntnis der Samentwicklung einiger europäischer *Hypericum* Arten. *Sber. Akad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl.* 1, 123 : 159-188.
- SHETLER, S. G. & MORIN, N. R., 1986. — Seed morphology in North American *Campanulaceae*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73 : 653-688.
- VAN WISSELINGH, C., 1920. — Bijdragen tot de kennis van de zaadhuid. *Pharm. Weeklad* 22 : 605-608.
- VERLAQUE, R., 1983. — *Etude biosystématique et phylogénétique des Dipsacaceae*. Thèse Sci. Nat., Univ. Provence, Aix-Marseille I : T. I, 406 p. + T. II, illustrations.
- WHIFFIN, T. & TOMB, A. S., 1972. — The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited *Melastomataceae*. *Amer. J. Bot.* 59 : 411-422.